COMPOSITION ET ÉVOLUTION DE LA LITIÈRE DE PINS SILVESTRES EN PEUPLEMENTS OUVERTS SUR PELOUSE XEROPHILE *

Jean GUITTET

Laboratoire d'Ecologie végétale,
Faculté des Sciences d'Orsay (France)

RÉSUMÉ

La présente étude porte sur les caractères de la litière de pin silvestre dans le cas d'arbres isolés, installés dans une pelouse xérophile, sur un sol neutre et légèrement calcaire de la forêt de Fontainebleau, aux environs de Paris.

La quantité de litière accumulée sous chaque arbre décroît depuis la base du tronc jusqu'à la périphérie de la couronne. Le poids moyen de litière par unité de surface est du même ordre de grandeur que pour les peuplements fermés de même âge.

Les fractions constitutives de cette litière (aiguilles, cônes, écorces, brindilles) sont en proportion différente suivant une direction radiale.

La durée relative des stades successifs de la décomposition a été estimée pour F_1 à 3 fois celle de L et pour F_2 à 10 fois celle de L. On n'a pas pu encore établir avec certitude la durée absolue de ces stades.

La teneur des diverses fractions de la litière en éléments C, N, P, K, Ca, Mg est très hétérogène. Au cours de la décomposition, leur teneur relative augmente, sauf pour le potassium

Au cours d'incubations, le taux de minéralisation du carbone diminue de L à H, alors que la minéralisation de l'azote, nulle pour L (immobilisation), montre une ammonification importante pour F_1, et une nitrification abondante pour F_2 et surtout pour H.

SUMMARY

The present study considers the properties of Scotch pine litter in the case of individual trees, growing in a xerophilous grassland, on a neutral and slightly calcareous soil of the Fontainebleau forest, near Paris.

The amount of litter accumulated under each tree decreases from the trunk basis to the edge of the crown. The mean weight of litter per surface approaches that of closed populations of the same age.

The fractions of this litter (needles, cones, barks and twigs) differ in proportions on a radial direction.

(*) Ce travail a été réalisé grâce aux moyens du Laboratoire d'Ecologie Végétale d'Orsay et du Laboratoire de Biologie Végétale de Fontainebleau.

The relative duration for the successive stages of decomposition has been estimated for F_1 as to three times that of L and for F_2 as to ten times that of L. The absolute duration of these stages has not yet been established with certitude.

The content of nutrients (C, N, P, K, Ca, Mg) in each fraction is very heterogeneous. During the decomposition, their relative content increases, except for potassium.

During incubations, the rate of carbon mineralization decreases from L to H, whereas nitrogen mineralization, not evident in L (immobilization), shows a very active ammonification in F_1 and an abundant nitrification in F_2 and chiefly in H.

ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Studie betrifft die Eigenschaften der Kiefernstreu im Falle vereinzelter Bäume, die auf neutralem und leicht kalkhaltigem Boden im Walde von Fontainebleau bei Paris, in einem trockenen Magerrasen, gepflanzt wurden.

Die Menge der angesammelten Streu nimmt unter jedem Baum vom Stamm bis zur Aussengrenze der Krone ab. Das mittlere Gewicht an Streu pro Flächeneinheit ist von derselben Grössenordnung wie für geschlossene Bestände gleichen Alters.

Die einzelnen Fraktionen dieser Streu (Nadeln, Zapfen, Rinde, kleine Zweige) stehen in radialar Richtung in verschiedenem Verhältnis zueinander.

Die relative Dauer der aufeinander folgenden Stadien der Zersetzung wurde für F_1 auf das Dreifache derjenigen für F_2, das Zehnfache derjenigen für L geschätzt. Die absolute Dauer dieser Stadien konnte noch nicht mit Sicherheit bestimmt werden.

Der Gehalt der verschiedenen Fraktionen der Streu an C, N, P, K, Ca, Mg ist sehr uneinheitlich. Im Verlauf der Zersetzung nimmt, ausser für Kalium, der relative Gehalt dieser Elemente zu.

In bebrüteten Bodenproben nimmt die Mineralisationsrate des Kohlenstoffs von L nach H ab, während die Mineralisation des Stickstoffs für L nicht nachweisbar (Immobilisation) ist, und für F_1 eine beträchtliche Ammonifikation, für F_2 und besonders für H, dagegen, eine starke Nitrifikation statt findet.

INTRODUCTION

On sait que dans beaucoup de régions du Globe, le retour des surfaces déboisées à la forêt se réalise par un envahissement naturel ou par des plantations de pins. Cette phase capitale des reboisements est accompagnée de modifications importantes des conditions écologiques dont l'étude, bien qu'ayant été abordée en des localités diverses et à des points de vue différents, mérite des recherches plus approfondies en raison de son caractère propice à l'analyse des mécanismes en cause dans la transformation des groupements végétaux et de son importance pour la connaissance des modifications stationnelles provoquées par les enrésinements.

C'est dans cette intention que nous avons entrepris l'étude des modifications floristiques et écologiques provoquées par l'implantation de pins silvestres en individus isolés sur une pelouse xérophile. Nous exposons dans cet article les résultats de nos premières observations sur la composition et l'évolution de la litière du pin dans ces conditions d'habitat.

De nombreuses études ont été faites sur la litière du pin silvestre. Les valeurs quantitatives recueillies ont été récemment réunies par BRAY et GORHAM (1964). Les travaux sur sa composition chimique ont été rassemblés par LUTZ et CHANDLER (1946), puis par OVINGTON (1962). Sa décomposition a fait l'objet d'études de HANDLEY (1954), MIKOLA (1954), BOCOCK et GILBERT (1957), KENDRICK (1959), BURGES (1963). Cependant l'évolution des processus de minéralisation du carbone et de l'azote au cours des stades successifs de la décomposition n'a pas fait l'objet d'études particulières.

Par ailleurs, les observations des auteurs cités ci-dessus ont été faites sur des peuplements fermés; les seules observations faites à notre connaissance sur des Gymnospermes isolées sont celles de ZINKE (1962) et de ZINKE et CROCKER (1962) sur des espèces nord-américaines.

I. — CARACTÈRES GÉNÉRAUX DE LA STATION ÉTUDIÉE

La station choisie pour cette étude est une vaste pelouse xérophile, parsemée de pins survivants de plantations manquées ou de semis naturels venus des plantations avoisinantes, située au lieu dit « plaine de la Solle » en forêt de Fontainebleau, à 60 km au Sud-Est de Paris.

Le climat régional, de type océanique atténué, a les caractères généraux suivants :

— température moyenne annuelle : 10,15 °C,

— température moyenne du mois le plus froid (janvier) : 2,2 °C,

— température moyenne du mois le plus chaud (juillet) : 18,5 °C,

— précipitations moyennes annuelles : 697 mm,

— précipitations du mois le plus sec (février) : 45 mm,

— précipations du mois le plus humide (octobre) : 74 mm.

La pelouse de la Solle, encaissée entre des collines et formée d'une végétation basse, discontinue, sur un substrat très perméable, bénéficie d'un microclimat chaud en périodes ensoleillées.

Ce substrat est un sable mélangé de graviers calcaires, très peu humifère. La teneur en carbonates de la terre fine (particules inférieures à 2 mm) est, en surface, inférieure à 1 %, ce qui suffit cependant à maintenir un pH neutre à légèrement basique.

La végétation, qui appartient à l'alliance du *Kœlerion glaucae* (Klika, 1935), présente une mosaïque de faciès dominés localement par plusieurs espèces telles que *Bromus tectorum, Corynephorus canescens, Kœleria cristata, Silene otites.*

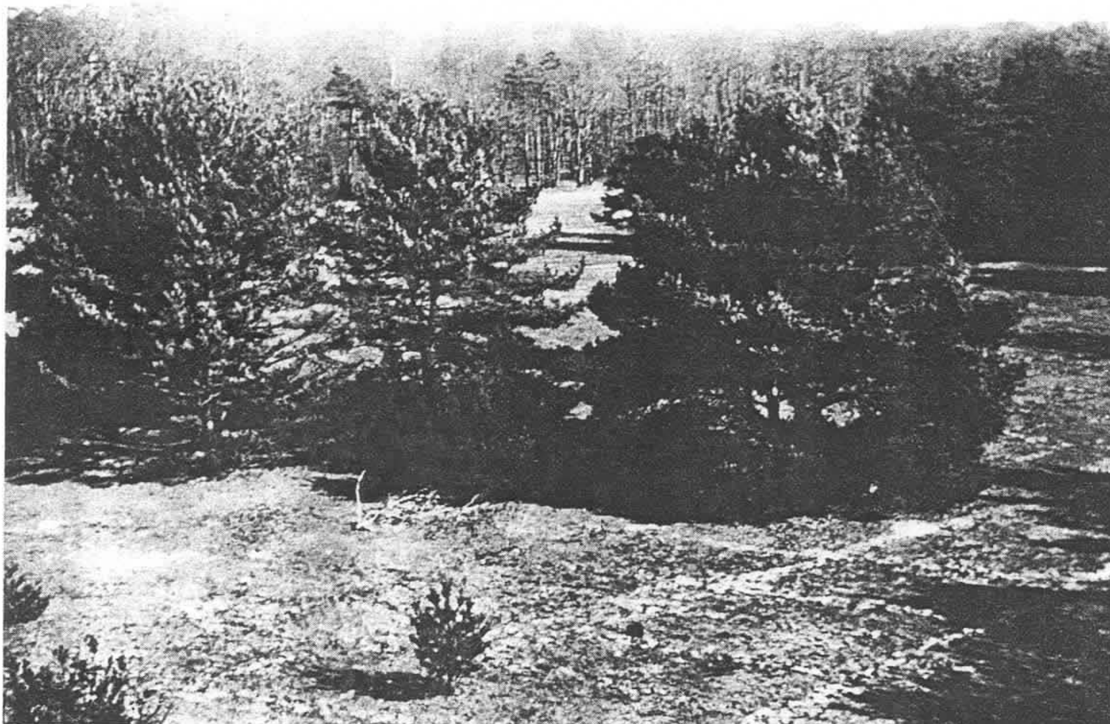


FIG. 1. — Physionomie du peuplement de pins silvestres dans la pelouse de la « plaine de la Solle ».
Physiognomy of the stand of Pinus silvestris in the « Plaine de la Solle » sward.

Les pins, généralement isolés, âgés au maximum de 45 ans, sont ramifiés dès la base en 3 ou 4 troncs secondaires et leur couronne, très étalée, retombe jusqu'au sol à la périphérie (fig. 1). Sous cette couronne dense, la végétation de la pelouse est presque totalement éliminée, alors que commencent à s'établir quelques espèces ligneuses. Cependant les caractères du sol de la pelouse, recouvert par la litière de pin en décomposition, ne sont pas modifiés sensiblement.

II. — STRATIFICATION DE LA LITIÈRE ACCUMULÉE SOUS LES ARBRES

La couche de débris végétaux accumulés sous les pins isolés présente la stratification classique décrite par HESSELMAN (1926), puis par KENDRICK (1959). On distingue 4 horizons qui sont les stades d'évolution morphologique au cours de la décomposition de la litière, reconnaissables d'après l'état des aiguilles :

L : aiguilles brun clair, entières et rigides, non tassées;

F_1 : aiguilles brun foncé, encore entières, mais tassées, enserrées dans un abondant mycelium;

F_2 : aiguilles brun foncé, fragmentées, très tassées et aplaties, riches en mycelium;

H : humus brut, noir, où l'on ne reconnaît plus de structures végétales nettes, plus ou moins mélangé à la matière minérale du substrat.

L'ensemble de ces horizons, qui dans les peuplements fermés constitue un tapis uniforme, présente dans le cas des arbres isolés une disposition particulière, dûe à la croissance en largeur de leur couronne. Ainsi, sous un pin isolé de 45 ans (dont la projection orthogonale de la couronne est un cercle de 6,5 m de rayon), la strate inférieure H, épaisse de plusieurs cm auprès du tronc, s'amenuise jusqu'à disparaître vers 3,5 m de celui-ci, puis F_2 vers 5 m, F_1 vers 6 m, la couche L s'étendant hors des limites de la couronne.

Au total, la quantité de matière organique accumulée sous un arbre est donnée par le tableau I. Nous avons, suivant en cela OVINGTON (1963), considéré comme négligeable la quantité de fleurs mâles.

TABLEAU I

Poids des 4 fractions dans les différents horizons de la litière accumulée sous un pin de 45 ans (kg. de matière sèche).

Horizon	Aiguilles	Cônes	Ecorces	Brindilles	Total
L	66,9	25,5	6,1	55	153,5
F_1	83,1	11,9	12,1	38,5	145,6
F_2	144,1	3,9	7,3	13	168,3
H	—	—	—	—	55,6
Total pour l'ensemble des 4 horizons					523

On constate que 523 kg de débris végétaux se sont accumulés sous un Pin isolé de 45 ans. Rapportée à la surface de la projection de la couronne (environ 150 m²), la densité moyenne de litière s'établit à 3,5 kg/m². Cette valeur est légèrement plus faible que celle trouvée par ALWAY et YOUNGE (in LUTZ et CHANDLER 1946) pour la même espèce en peuplement fermé de 60 ans dans le Minnesota : 4,25 kg/m², ainsi que par KENDRICK (1959) dans une forêt anglaise : 4,62 kg/m². OVINGTON (1962) rapporte par contre des valeurs très différentes pour 4 plantations de Grande-Bretagne, échelonnées de 1,27 à 11 kg/m².

On peut sans doute invoquer pour expliquer ces différences, à la fois une diversité dans la production quantitative de litière et dans sa vitesse de décomposition.

Dans notre station de Fontainebleau, l'apport annuel est sensiblement plus important que ceux signalés par VIRO (1955) en Finlande, DANCKELMANN, EBERMEYER (in BRAY et GORHAM 1964) en Europe centrale, et KENDRICK (1959) en Angleterre pour la même espèce en peuplements fermés. Ceci provient de l'absence de compétition intraspécifique qui favorise le développement d'une couronne très abondante, puisque l'arbre garde ses branches inférieures tout au

long de sa vie. Par contre, les conditions écologiques liées à un climat plus chaud et à un substrat neutre et légèrement calcaire favorisent une décomposition plus rapide de la matière organique.

Le tableau I montre aussi que la proportion des aiguilles augmente avec le degré d'évolution de la litière (44 % d'aiguilles dans L, 57 % dans F_1, 86 % dans F_2). Ceci semblerait indiquer que la décomposition des aiguilles est plus lente que celle des autres fractions. Cette observation ne corrobore pas les mesures de KENDRICK (1959). Mais la raison de cette constatation est peut-être dans le fait que les branches, cônes et écorces, en raison de leur plus grande taille, ne s'intègrent pas totalement dans les strates F_1 et F_2 définies par les aiguilles.

La répartition de la litière n'est pas uniforme sous la couronne des pins isolés, comme le tableau II en donne un exemple.

TABLEAU II

Répartition de la litière sous la couronne d'un pin isolé de 45 ans, en fonction de la distance au tronc (kg de matière sèche/m²).

	Distance au tronc (m)						
	0 - 1	1 - 2	2 - 3	3 - 4	4 - 5	5 - 6	6 - 7
L	1,36	2,70	0,67	1	0,45	1,19	0,47
F_1	1,42	1,63	1,41	1,60	0,84	0,44	0,28
F^2	4,28	3,64	1,84	1,95	0,70	0	0
H	2,23	1,28	0,61	0,71	0	0	0
Total	9,29	9,25	4,53	5,26	1,99	1,63	0,75

Cette répartition de la litière est conditionnée par deux faits :

1° les régions situées à proximité du tronc ont reçu de la litière depuis le début de la vie de l'arbre;

2° la chute de litière fraîche ne se distribue pas uniformément sous la couronne pour les écorces et les brindilles. La quantité d'écorces tombée diminue de la base du tronc vers la périphérie, alors que le maximum de chute des brindilles pour un arbre de cet âge se situe à quelque distance de base du tronc. Quant aux débris fournis par la végétation vivant sous les pins, on peut les considérer comme négligeables dans les cas où une végétation arbustive ne s'est pas établie sous leur couronne, cas que nous avons précisément retenus pour cette étude.

III. — DURÉE RELATIVE DES STADES L, F_1 et F_2

Nous avons adopté pour cette mesure l'ingénieuse technique de KENDRICK (1959). Dans le cas des arbres isolés, nous avons considéré la zone de projection de la couronne située auprès de la base du tronc, jusqu'à une distance de 4 m, où la chute annuelle d'aiguilles est uniforme.

Pour effectuer ce calcul, 2 sortes de données nous sont nécessaires :

1° *la perte de poids des aiguilles au cours des différents stades :*

KENDRICK (1959) avait pesé des lots de 100 aiguilles entières prélevées dans les horizons L, F_1 et F_2 et déterminé leur poids après séchage à l'étuve. Nous avons préféré, en raison de leur fragmentation dans les stades évolués, procéder d'une manière un peu différente. Nous avons mesuré pour chaque strate plusieurs mètres d'aiguilles ou de fragments d'aiguilles placés bout à bout et évalué le poids de l'unité de longueur de ces aiguilles après séchage à l'air (20 °C, 35 % HR.). Les résultats obtenus montrent que les aiguilles ont perdu par rapport au stade L :

32 % de leur poids en F_1 (KENDRICK : 24 %)
45 % de leur poids en F_2 (KENDRICK : 47 %)

2° *les quantités d'aiguilles accumulées en L, F_1, F_2 :*

Sur une distance comprise entre 0 et 4 m de la base du tronc, nous avons relevé : en L, 22,97 kg d'aiguilles (0,384 kg/m^2)
F_1, 47,61 kg d'aiguilles (0,800 kg/m^2)
F_2, 123,53 kg d'aiguilles (2,072 kg/m^2).

3° *calcul de la durée relative des stades F_1 et F_2 :*

Puisque le poids des aiguilles en F_1 ne représente que 68 % de leur poids en L, 47,61 kg d'aiguilles pesaient $\frac{47,61 \times 100}{68} = 70$ kg lorsqu'elles étaient en L.

Par le même raisonnement, on trouve que 123,53 kg d'aiguilles F_2 représentent 225 kg d'aiguilles L.

La durée relative de F_1 et F_2, entre 0 et 4 m de la base du tronc, par rapport à la durée de L, est donc pour F_1 : $\frac{70}{22,97} = 3,05$ fois, et pour F_2 : 9,8 fois.

Il faut noter que le même calcul effectué sur les données élémentaires (m par m) a permis de déterminer l'intervalle de confiance à 95 % de ces 2 valeurs.

Nous pouvons donc considérer que :
le stade F_1 dure 3 ± 0,6 fois plus que L,
le stade F_2 dure 10 ± 3,6 fois plus que L.

Kendrick, en Angleterre, trouvait respectivement 5 et 17 fois. La durée relative plus courte des stades F_1 et F_2, trouvée pour notre exemple pourrait s'expliquer par 2 caractères de notre station :

1° le microclimat relativement sec qui serait surtout défavorable à l'activité microbienne de la strate superficielle en été;

2° le substratum, dont la vie animale intense (nous avons remarqué dans les couches F_2 et H la présence de Lombrics assez nombreux) favorise la décomposition rapide des strates les plus profondes.

En ce qui concerne la durée absolue de la décomposition, il ne nous est pas possible, au stade actuel de nos recherches, d'avancer un chiffre avec sécurité. Il nous manque en effet de connaître avec certitude la production annuelle d'aiguilles au cours d'une année normale (1). Des mesures directes de la durée du stade L nous ont donné des résultats assez discordants, sans doute en rapport avec la saison de chute. Nous pensons néanmoins pouvoir l'estimer à environ 9 mois en moyenne, ce qui donnerait 2 ans pour F_1 et 7 ans 1/2 pour F_2. Au total il faudrait donc 10 ans pour qu'une aiguille qui tombe soit intégrée à la couche H.

IV. — ÉVOLUTION DE LA CONSTITUTION CHIMIQUE DE LA LITIÈRE AU COURS DE SA DÉCOMPOSITION

1. — Technique des dosages.

Le matériel de chaque strate, soigneusement trié en ses diverses fractions, a été finement broyé après séchage à l'air. Les caractéristiques suivantes ont été déterminées :

— humidité résiduelle, calculée après passage à l'étuve à 105° jusqu'à poids constant;

— taux de carbone organique, déterminé par oxydation sulfochromique (méthode Anne);

— taux d'azote organique, mesuré après minéralisation et distillation suivant la méthode Kjeldahl;

(1) Nos arbres ont subi en 1964 une invasion du Lophyre (*Diprion pini* L., Hyménoptère Diprionidae) qui a perturbé nos mesures de chute de litière pour quelques années.

— taux d'azote minéral, par distillation en présence de magnésie pour N ammoniacal, puis d'alliage de Dewarda pour N nitrique, suivant la méthode décrite par DROUINEAU et GOUNY (1947) :

— cendres et éléments minéraux : après calcination ménagée à 450°, les cendres ont été pesées, puis reprises par l'acide chlorhydrique dilué; après pesée du résidu insoluble, le filtrat a servi pour la détermination de K (par photométrie de flamme), P (par colorimétrie au réactif nitrovanadomolybdique), Mg et Ca (par compleximétrie à l'aide du versénate, du noir d'ériochrome T et du HHSNN.

2. — TENEURS EN P, K, Ca, Mg ET CENDRES.

L'ensemble des résultats obtenus est consigné dans le tableau III.

a) *la « litière fraîche »* (L. F.) est le matériel qui arrive au sol et constitue le point de départ de l'évolution au sol des débris végétaux. Nous remarquons l'hétérogénéité de sa composition. Les cônes et les brindilles, très peu minéralisés (4,3 et 11,7 g/kg de cendres solubles diffèrent beaucoup des écorces et surtout les aiguilles, dont le taux de cendres dépasse 35 g/kg). La richesse relative des aiguilles provient surtout de leur haute teneur en potassium et en calcium (2,4 et 10,8 g/kg).

b) *les strates L, F_1, F_2 et H* présentent des différences avec le matériel non décomposé. La teneur en éléments augmente en général avec la décomposition de la litière, à l'exception du potassium des aiguilles, ce qui confirme sa plus grande mobilité déjà observée par de nombreux auteurs, tels que GESSEL et ses collaborateurs (1964) pour le sapin de Douglas.

c) *la couche de litière* considérée dans son ensemble montre des teneurs moyennes assez voisines de celles trouvées par OVINGTON (1962) dans une plantation de pins silvestres du Sud-Est de l'Angleterre. Cet auteur avait dosé 0,76 g/kg de K, 3,14 g/kg de Ca, 0,69 g/kg de Mg et 0,62 g/kg de P. Nos résultats moyens (K : 0,72 g/kg, Ca : 10,1 g/kg, Mg : 0,34 g/kg et P : 0,59 g/kg) n'en diffèrent largement qu'en ce qui concerne le calcium (3 fois plus abondant) et le magnésium (2 fois moins abondant). Cette différence provient très vraisemblablement du fait que nos pins croissent sur un substrat calcaire, bien que CHANDLER (1941) ait avancé que cette influence édaphique est moins accusée pour les Conifères que pour les feuillues ; ainsi LOSSAINT (1959) trouva seulement 7 g/kg de calcium dans des aiguilles non décomposées, sur sol podzolique, alors que nous avons dosé 10,8 g/kg à la Solle.

TABLEAU III

Teneur en éléments nutritifs des 4 fractions de la litière dans les diverses strates de la matière organique accumulée sous un pin isolé de 45 ans (g/kg de matière sèche). Quantité de ces éléments immobilisés sous l'arbre entier (kg).

Eléments	Strates	Teneur en éléments des diverses fractions (g/kg matière sèche)				Quantité d'éléments accumulés sous un pin entier	
		Aiguilles	Cônes	Ecorces	Brindilles	kg d'élém.	g/kg en moyenne
P	L.F ...	0,6	0,2	0,1	0,2	—	—
	L	0,7	0,4	0,3	0,3	0,077	0,50
	F_1	0,7	0,4	0,4	0,4	0,083	0,57
	F_2	0,8	0,5	0,4	0,5	0,132	0,78
	H	—	—	—	—	0,015	0,27
	Total ..	—	—	—	—	0,307	0,59
K	L.F ...	2,4	0,5	0,3	0,3	—	—
	L	0,9	0,7	0,6	0,5	0,115	0,75
	F_1	0,9	0,6	0,7	0,7	0,118	0,81
	F_2	0,8	0,5	0,5	0,6	0,131	0,78
	H	—	—	—	—	0,011	0,20
	Total ..	—	—	—	—	0,375	0,72
Ca	L.F ...	10,8	0,8	8,9	3,8	—	—
	L	14,1	3,9	9,5	5,6	1,407	9,16
	F_1	14,2	6,7	13,2	10,2	1,814	12,47
	F_2	11,4	8,7	15,1	11,0	1,937	11,50
	H	—	—	—	—	0,133	2,40
	Total ..	—	—	—	—	5,291	10,10
Mg	L.F ...	0,6	0,1	0,1	0,4	—	—
	L	0,1	0,1	0,1	0,1	0,018	0,12
	F_1	0,6	0,3	0,6	0,4	0,073	0,50
	F_2	0,5	0,2	0,5	0,4	0,079	0,47
	H	—	—	—	—	0,006	0,10
	Total ..	—	—	—	—	0,176	0,34
Cendres solubles	L.F ...	44,8	4,3	35,2	11,7	—	—
	L	39,6	22,9	27,2	17,4	4,352	28,4
	F_1	41,7	20,8	35,4	30,9	5,325	36,6
	F_2	36,0	26,0	41,3	31,7	6,003	35,7
	H	—	—	—	—	1,104	20,5
	Total ..	—	—	—	—	16,784	32,1

(*) L. F. : « litière fraîche » = matériel non décomposé arrivant au sol.

3. — CARBONE ET AZOTE.

Le cas de ces 2 éléments revêt une importance particulière pour la compréhension de la décomposition de la litière. ZÖTTL (1960*a*, *b*) a en effet montré que la minéralisation de la litière dépendait étroitement du taux d'azote organique, et qu'il existe une corrélation négative entre le rapport C/N de la matière organique et la production d'azote minéral.

a) *Teneur des 4 fractions de chaque strate* (tableau IV) : l'hétérogénéité de la litière fraîche apparaît de façon évidente quand on consulte le taux d'azote des diverses fractions.

TABLEAU IV

Teneurs en C et N (% de la matière sèche) et rapport C/N des aiguilles, cônes, écorces, brindilles dans les strates L, F_1, F_2 et H de la litière accumulée sous un pin isolé de 45 ans.

Eléments	Strates	Fractions (% matière sèche)				Sous un Pin entier	
		Aiguilles	Cônes	Ecorces	Brindilles	kg	Moyenne (% mat. sèche)
C	L.F ...	52,5	47	48,2	51	—	—
	L	51,9	52	51,3	52,7	80,2	51,5
	F_1	48,2	49,1	46	48,8	70,1	48,5
	F_2	43,5	45,6	41,2	48,8	73,9	44'5
	H	—	—	—	—	6,3	11,3
	Total ..	—	—	—	—	230,5	—
N	L.F ...	0,83	0,44	0,11	0,53	—	—
	L	0,91	0,70	0,40	0,52	1,10	0,72
	F_1	1,11	0,79	0,57	0,72	1,39	0,95
	F_2	1,13	0,64	0,55	0,55	1,77	1,05
	H	—	—	—	—	0,21	0,38
	Total ..	—	—	—	—	4,47	—
C/N	L.F ...	64	107	428	97	—	—
	L	57	74	130	101	—	73
	F_1	43	72	80	68	—	50,5
	F_2	38	71	75	89	—	41,7
	H	—	—	—	—	—	30

Les aiguilles en contiennent 0,83 % de leur matière sèche, alors que cônes et brindilles sont deux fois moins riches. Les écorces, complètement subérifiées sont remarquablement pauvres (0,11 %).

La teneur en carbone étant à peu près égale pour toutes les fractions il en résulte que les valeurs du rapport C/N sont très dispersées, depuis 64 pour les

aiguilles jusqu'à plus de 400 pour les écorces. Les valeurs élevées de ce rapport sont en accord avec les résultats trouvés par d'autres auteurs sur le même matériel pour les aiguilles (LOSSAINT 1959). La décroissance du rapport C/N dans l'ordre des horizons L, F et H dans la pineraie avait aussi été mise en évidence par ZÖTTL (1960*b*).

b) *l'ensemble de la litière* immobilise, pour un pin de 45 ans, 230 kg de carbone organique et 4,47 kg d'azote organique. OVINGTON (1962) avait trouvé pour une plantation du même âge dans le Sud-Est de l'Angleterre une quantité de 192 kg/ha d'azote dans l'ensemble des strates de la litière. Nos pins isolés sur sol neutre légèrement calcaire bien que de même âge, en ont accumulé sensiblement davantage (300 kg/ha).

IV. — ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DE LA MINÉRALISATION DE C ET N

1. — TECHNIQUES :

Le matériel de chaque strate soigneusement prélevé et trié a été soumis à des incubations à l'étuve à 28 °C en vue de déterminer les taux d'azote et de carbone minéralisable.

L'activité microbienne globale et le taux de carbone minéralisable ont été mesurés par le dégagement de gaz carbonique selon une méthode inspirée de Y. DOMMERGUES (1960). Le matériel des strates L, F_1, F_2 et H après homogénéisation et humidification à capacité de rétention a été mis dans des bocaux de 1 litre à fermeture hermétique. L'épaisseur de l'échantillon au fond du bocal et son tassement ont été reproduits d'une manière aussi proche que possible de ce qu'ils sont *in situ*. Cette préoccupation nous a conduit à utiliser les poids de matériel suivants :

L	6 g	(dont	3,42 g	de matière sèche	)
F_1	10 g	(«	4,05 g	«	)
F_2	10 g	(«	3,86 g	«	)
H	30 g	(«	20 g	«	)

Un petit bécher, contenant 25 ml de soude normale, disposé au fond de chaque bocal, a permis de doser toutes les semaines la quantité de gaz carbonique libéré.

Chaque échantillon a été reproduit en 3 exemplaires, et 3 bocaux-témoins ne contenant pas de litière ont permis de déterminer la quantité de CO_2 de l'air à l'origine de l'expérience.

La libération d'azote minéral (nitrique et ammoniacal) a été mesurée parallèlement à la mesure du carbone minéralisable. Les échantillons, homogénéisés, humidifiés à la capacité de rétention, ont été disposés dans des fioles erlenmeyers de 500 ml à fond large. Six exemplaires de chaque strate ont été mis en incubation à l'étuve à 28 °C, l'un d'entre eux étant sacrifié toutes les 2 semaines pour le dosage de l'azote ammoniacal et nitrique suivant la méthode décrite par DROUINEAU et GOUNY (1947).

La quantité de litière disposée dans chaque fiole était, pour L et F_1 : 30 g, pour F_2 : 40 g et pour H : 100 g.

2. — CARBONE ET AZOTE MINÉRALISABLE :

Trois séries d'incubations simultanées, réalisées en novembre 1963, en avril 1964 et en février 1965, ont donné les résultats suivants :

a) *Carbone :* L'examen des courbes cumulatives de minéralisation du car-

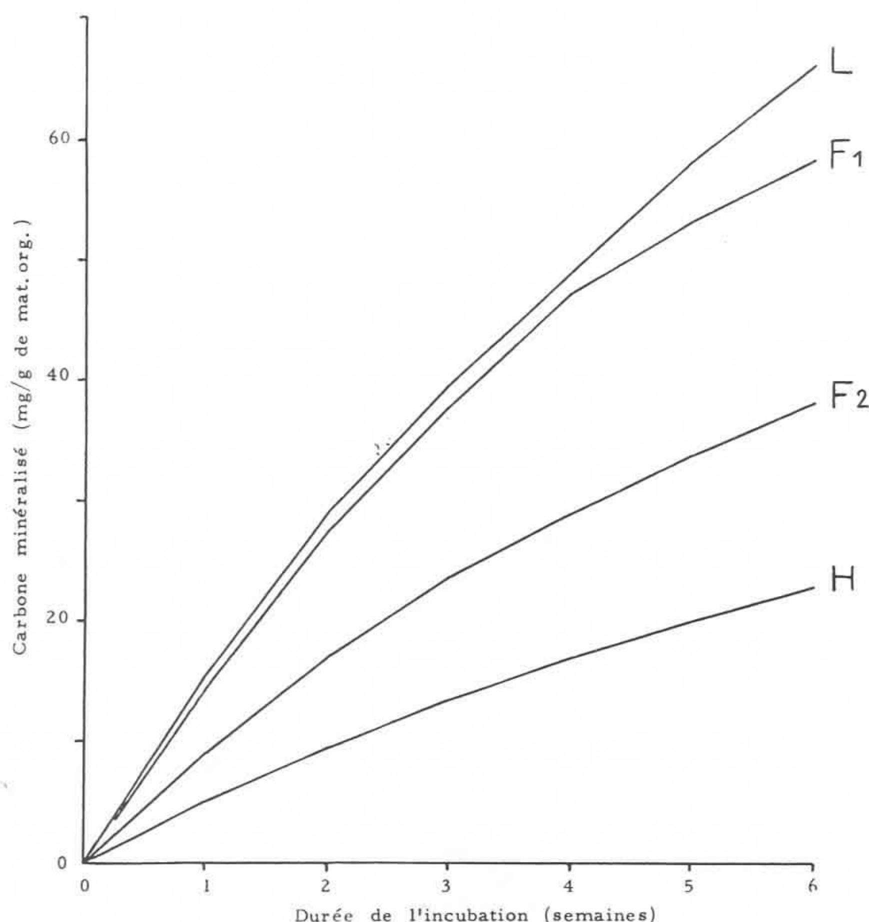


FIG. 2. — Evolution du taux de carbone minéralisé dans strates L, F_1, F_2 et H de la litière de pin silvestre, au cours d'une incubation à 28 °C (février 1965).

Evolution of the amount of mineralized carbon in the L, F_1, F_2 and H strata of the litter of Pinus silvestris in the course of a 28 °C incubation (February 1965).

bone (fig. 2) montre une activité décroissante de la microflore au fur et à mesure du déroulement de l'expérience. Ceci traduit l'épuisement de la matière fermentescible au fur et à mesure de l'incubation. D'autre part (tableau V), l'activité, calculée par rapport au taux de matière organique totale, diminue avec la profondeur de la strate : le taux de matière fermentescible décroît donc aussi avec le degré d'évolution de la litière. Ces résultats confirment ceux de BURGES (1964) mesurés par la consommation d'oxygène sur la litière d'une plantation.

TABLEAU V

Carbone minéralisé après 6 semaines d'incubation à 28 °C pour les strates L, F_1 F_2 et H de la litière de pins isolés (C mg/g de matière organique).

Strate	1re expérience novembre 1963	2e expérience avril 1964	3e expérience février 1965	Moyenne
L	51	73	66	64
F_1	81	49	59	63
F_2	44	32	38	38
H	40	39	23	34

Il faut aussi noter que l'activité minéralisatrice du carbone, rapportée à la matière organique, est moins forte pour l'horizon A_1 sous les pins que pour l'horizon A_1 de la pelouse environnante qui reçoit une litière de plantes herbacées.

Le tableau VI donne une idée de la variabilité du coefficient de minéralisation d'un prélèvement à un autre, variabilité qui pourrait être en partie saisonnière. Ce coefficient diminue en moyenne de moitié de L à H.

TABLEAU VI

Coefficient de minéralisation du carbone en 6 semaines d'incubation à 28 °C.

$$(Coefficient = \frac{C\ minéralisé}{C\ total} \times 100).$$

Strate	1re expérience nov.-déc. 1963	2e expérience Avril-Mai 1964	3e expérience Fév.-Mars 1965	Moyenne
L	11,6	16,6	15,1	14,4
F_1	18	10,8	13,2	14
F_2	10,7	7,9	9,3	9,3
H	8,6	8,4	5	7,3

b) *Azote :* Au cours des trois séries d'incubation, les faits suivants ont été constatés (fig. 3) :

L : libération pratiquement nulle d'azote minéral, qui doit (en raison du haut rapport C/N) être immobilisé par les microorganismes, notamment les Champignons;

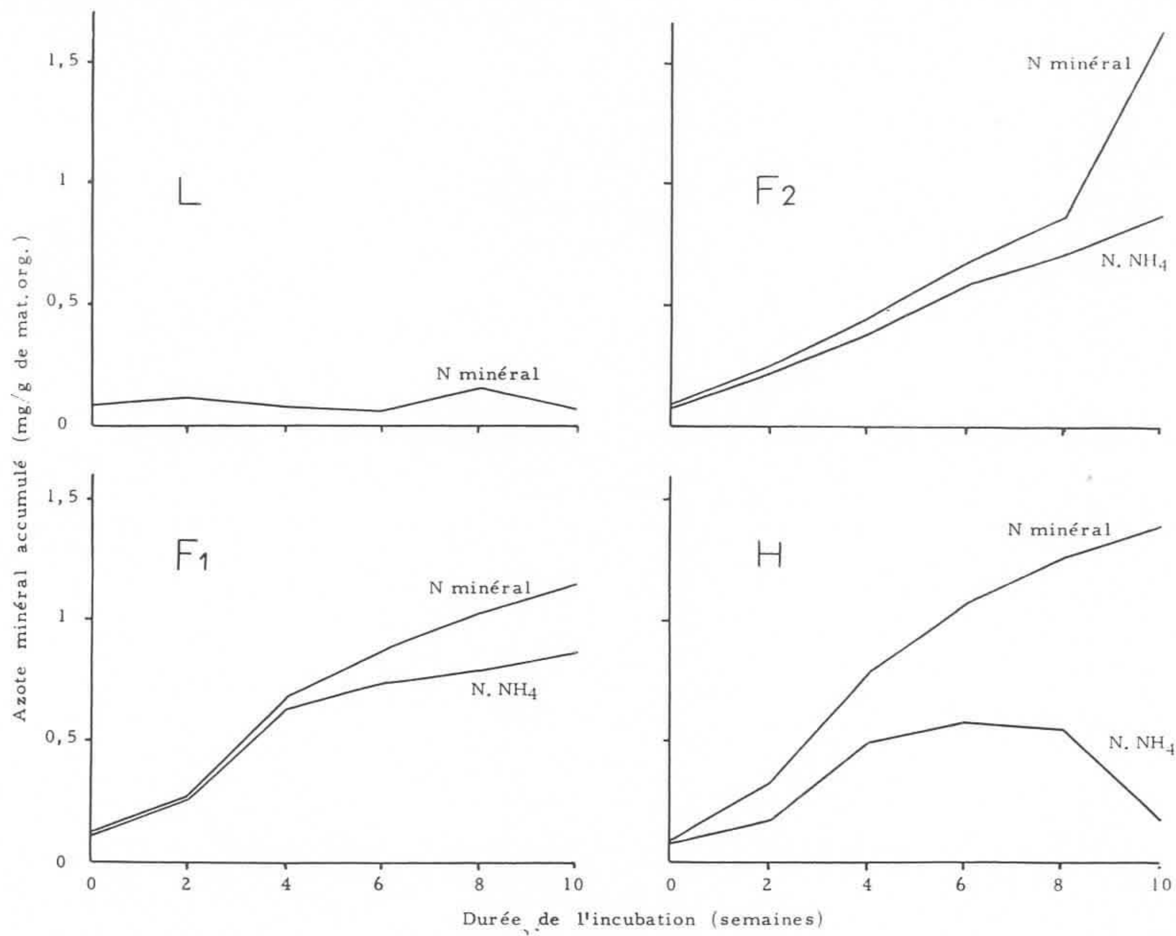


FIG. 3. — Evolution de la teneur en azote minéral des strates L, F_1, F_2 et H de la litière de pin silvestre, au cours d'une incubation à 28 °C (février 1965).

Evolution of the amount of mineralized nitrogen of the L, F_1, F_2 and H strata of the litter of Pinus silvestris in the course of a 28 °C incubation (February 1965).

F : la quantité d'azote ammoniacal libéré croît avec le temps. Elle atteint 600 à 900 p.p.m. de la matière organique au bout de 10 semaines d'incubation. L'activité nitrificatrice ne se manifeste d'une façon notable qu'au bout de 8 semaines et en F_2 surtout.

H : l'azote ammoniacal libéré se stabilise dès la 4e semaine aux environs de 500 à 600 p.p.m. de la matière organique, alors que la nitrification, plus lente à démarrer, croît sans cesse. Dans cette strate, malgré un pH voisin de 5, l'activité nitrificatrice est intense.

Au total, le taux d'azote minéralisé augmente avec le degré de décomposition de la litière, ceci étant surtout dû à l'accroissement du pouvoir nitrificateur, comme en témoignent les résultats du tableau VII.

TABLEAU VII

Azote minéralisé après 6 semaines d'incubation à 28 °C, pour les strates L, F_1, F_2 et H de la litière de pins isolés (p.p.m. de matière organique)

		1re expérience novembre 1963	2e expérience Avril 1964	3e expérience Février 1965	Moyenne
L	N ammon.	— 9	6	— 21	— 8
	N nitrique	2	51	— 4	16
	N minéral	— 7	57	— 25	8
F_1	N ammon.	110	211	640	320
	N nitrique	10	35	130	58
	N minéral	120	246	770	378
F_2	N ammon.	1 235	257	502	698
	N nitrique	342	23	77	147
	N minéral	1 577	380	579	845
H	N ammon.	613	528	502	548
	N nitrique	600	266	479	448
	N minéral	1 213	794	981	996

3. — EVOLUTION DU RAPPORT C/N AU COURS DE L'INCUBATION.

Les expériences ci-dessus, menées parallèlement sur les mêmes échantillons, ont permis d'analyser l'évolution du rapport C/N après 6 semaines d'incubation.

Les données moyennes des tableaux V et VII montrent que le rapport « C/N de minéralisation » (C et N minéralisés en 6 semaines par unité de poids de matière sèche) décroît depuis L jusqu'à H par le double fait de la progression de la minéralisation de l'azote et de la diminution de la minéralisation du carbone avec la profondeur des strates (fig. 4).

Le tableau VIII montre qu'après l'incubation, le rapport C/N des échantillons a d'autant moins baissé par rapport à sa valeur du départ que l'état de décomposition de la litière est plus avancé. En somme, le rapport C/N tend asymptotiquement vers une valeur d'équilibre voisine sans doute de 29.

Cette conclusion rejoint les constatations classiques, rappelées par ZÖTTL (1960*b*).

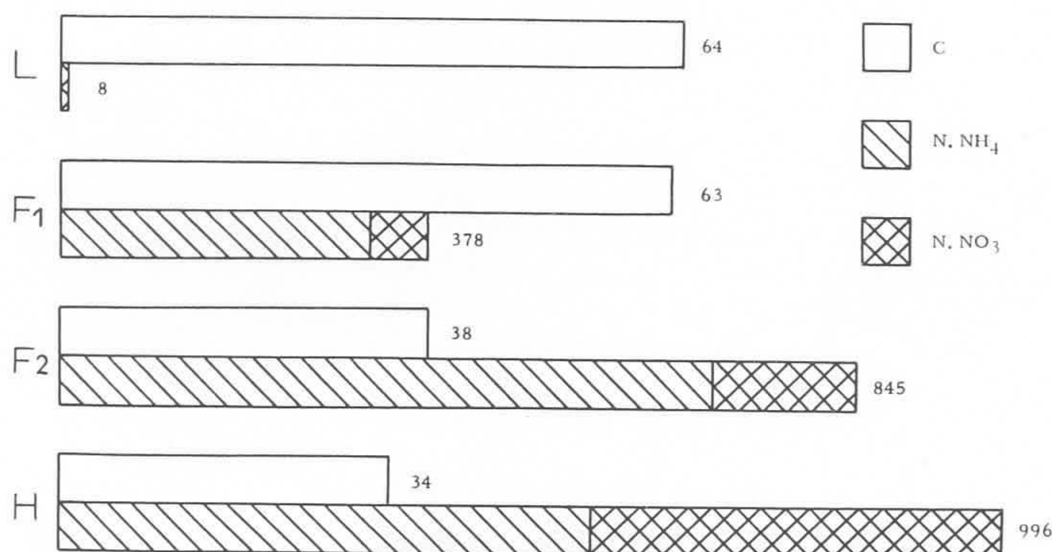


FIG. 4. — Taux de carbone (mg/g de mat. org.) et d'azote (p.p.m. de mat. org.) minéralisés après 6 semaines d'incubation à 28 °C, aux différents stades de décomposition (L, F_1, F_2, et H) de la litière de pin silvestre.

Amount of carbon (mg/g of organic matter) mineralized after 6 weeks of incubation at 28 °C at different stages of decay (L, F_1, F_2 and H) of the litter of Pinus silvestris.

TABLEAU VIII

Evolution du rapport C/N des strates L, F_1, F_2 et H de la litière de pin après incubation pendant 6 semaines à 28 °C.

Strate	C/N au départ de l'incubation	C/N de minéralisation	C/N après l'incubation
L	73	8 000	63,1
F_1	50,5	167	46,8
F_2	41,7	45	41,4
H	30	34	29,7

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

La présente étude sur la litière formée par des pins isolés dans une pelouse xérophile a permis de mettre en évidence des caractères particuliers en relation avec l'état ouvert du peuplement et avec les conditions écologiques locales.

1. — Malgré une production annuelle de matière organique plus élevée, la quantité accumulée par unité de surface est du même ordre que dans des peuplements fermés de régions climatiquement proches.

Cette matière organique présente des variations radiales quantitatives et qualitatives. Du pied du tronc à la périphérie de la couronne, l'accumulation dimi-

nue régulièrement d'importance, les horizons différenciés par l'état de décomposition, L, F_1, F_2 et H, disparaissant dans l'ordre de leur ancienneté décroissante.

Les éléments constitutifs essentiels de la litière, aiguilles, écorces, branches et cônes, varient dans leurs proportions, les écorces diminuant rapidement depuis la base du tronc et les branches mortes présentant un maximum, sous les individus âgés, environ à mi-distance du tronc et de la périphérie de la couronne.

2. — La durée relative de passage des aiguilles de la litière aux stades successifs de dégradation est, par rapport au stade initial L pris comme unité, de 3 pour F_1 et de 10 pour F_2.

L'établissement de la durée absolue des différents stades de décomposition est particulièrement délicat par suite de la variabilité de la production annuelle de litière en fonction de l'âge de l'arbre et des circonstances accidentelles ainsi que du mélange en proportions variables dans l'espace et le temps des 4 fractions (aiguilles, cônes, écorces, brindilles) dont la composition chimique et la teneur en substances fermentescibles sont fort différentes.

Cependant une première estimation permettrait d'avancer une durée de 9 mois pour le stade L, ce qui porterait à 10 années le temps nécessaire pour la transformation en humus H à partir de la chute des aiguilles.

3. — L'étude de la constitution chimique des différentes fractions dans les strates successives a montré que les cônes et les brindilles contiennent peu de cendres alors que les aiguilles et les écorces sont beaucoup plus chargées en éléments minéraux surtout en calcium, en rapport avec la présence de calcaire dans le substrat.

La teneur relative en ces éléments augmente avec l'avancement de la décomposition, sauf dans le cas du potassium, qui est rapidement entraîné hors des aiguilles.

La teneur en carbone organique, du même ordre pour les 4 fractions à un même stade, diminue de L à F_2 alors que la teneur en azote, élevée pour les aiguilles, très faible pour les écorces, évolue en sens inverse. Il en résulte que le rapport C/N élevé de la litière arrivant au sol s'abaisse avec l'avancement de la décomposition.

4.— L'étude, sur échantillons en incubation, de la minéralisation du carbone et de l'azote est différente suivant les stades d'évolution de la litière. Le coefficient de minéralisation du carbone d'abaisse rapidement de L à H, alors que la nature de la minéralisation de l'azote varie selon les strates :

en L, il y a immobilisation quasi totale par les microorganismes zymogènes;

en F, production d'azote ammoniacal avec amorce de nitrification à la fin du stade F_2;

en H, l'ammonification est suivie de nitrification relativement active, en dépit d'un pH assez acide.

A la différence des résultats obtenus pour des peuplements de pins silvestres en d'autres régions et sur des substrats acides, la station ici étudiée montre une plus grande vitesse de décomposition de la litière et l'apparition de processus de nitrification dont les causes sont à rechercher surtout dans la présence d'un substrat saturé en bases, que l'activité de la faune du sol incorpore à la partie inférieure de la couverture organique.

BIBLIOGRAPHIE

BOCOCK K. L. and GILBERT O. J. W., 1957. — The disappearance of leaf litter under different woodland conditions. *Plant and Soil,* **9**, 179-185.

BRAY J. R. and GORHAM E., 1964. — Litter production in forests of the world. *Adv. Ecol. Research,* **2**, 101-157.

BURGES A., 1963. — Importance de l'Ecologie dans la Mycologie des sols. *Ann. Institut Pasteur,* **105**, n° 1, 3-18.

BURGES A., 1964. — Decomposition of organic matter in ecosystems. *Xth Internat. Bot. Congr.,* Edinburgh, comm. n° 575.

CHANDLER R. F., 1941 — Amount and nutrient content of freshly fallen hardwood litter in the hardwood forests of central New York. *J. Amer. Soc. Agron.,* **33**, 859-871

DOMMERGUES Y,, 1960. — La notion de coefficient de minéralisation du carbone dans les sols. *L'Agron. trop.,* Paris, **15** (1), 54-60.

DROUINEAU G. et GOUNY P., 1947. — Contribution à l'étude du dosage de l'azote nitrique par la méthode Dewarda. *Ann. Agron.,* **2**, 155.

GESSEL S. P., COLE D. W. and HEILMAN P. E., 1964. — Organic matter production and mineral cycling in western Washington Douglas fir forests. *Xth Intern. Bot. Congr.,* Edinburgh, comm. n° 573.

HANDLEY W. R. C., 1954. — Mull and mor formation in relation to forest soils. *Forest Commission,* Bull. 23, London, 116 p.

HESSELMAN H., 1926. — Studier över barrskogens humusstäcke dess engenskaper och beroende ov skogsvarden. *Meddel. fran statens skoförsökstant.,* **22** (5).

KENDRICK W. B., 1959. — The time factor in the decomposition of coniferous leaf litter. *Canadian J. of Bot.,* **37**, 907-912.

LOSSAINT P., 1959. — Etude expérimentale de la mobilisation du fer des sols sous l'influence des litières forestières. *Ann. agron.,* 9-107.

LUTZ H. J. and CHANDLER R. F., 1946. — *Forest soils.* John Wiley, New York, 1 vol., 514 p.

MIKOLA P., 1954. — Kokeellisia tutkimuksia metsäkarikkeiden hajaatumisnopeudesta (Experiments on the rate of decomposition of forest litter). *Comm. Inst. for Finl.,* **43** (1), 1-46.

OVINGTON J. D., 1962, Quantitative Ecology and the woodland ecosystem concept. *Adv. Ecol. Research,* **1**, 103-192.

OVINGTON J. D. , 1963. — Flower and seed production. A source of error in estimating woodland production, energy flow and mineral cycling. *Oïkos,* **14** (2), 148-153.

VIRO P. J., 1955. — Investigations on forest litter. *Comm. Inst. for. Finl.,* **45,** 65 p.

ZINKE P. J., 1962. — The pattern of influence of individual forest trees on soil properties. *Ecology,* **43** (1), 130-133.

ZINKE P. J. and CROCKER P. L., 1962. — The influence of giant Sequoia on soil properties. *Forest Sci.,* **8** (1), 2-11.

ZÖTTL H., 1960 *a.* — Dynamik der Stickstoffmineralisation im organischen Waldbodenmaterial. I - Beziehung zwischen Bruttomineralisation und Nettomineralisation. *Plant and Soil,* **13** (2), 166-182.

ZÖTTL H., 1960 *b.* — Id. II - Einfluss des Stickstoffgehaltes auf die Mineralstickstoff - Nachlieferung. *Plant and Soil,* **13** (3), 183-206.